



经由中亚还是东亚 ——关于 Y 染色体单倍群 P 北上路线的争论

兰海

中国语言论坛, 苏州 215000

摘要: 关于 Y 染色体单倍群 P 北上到达北亚的路线学术界尚未给出明确的结论。本文综述了其中的争论, 单倍群 P 是经由中亚北上还是经由东亚北上。单倍群 P 经由中亚北上是一个传统的且被大众所接受的观点。早期的研究提出“南北两线”并认为单倍群 K 在中东分化, 其中一部分经由伊朗来到中亚并诞生了 P。后来这一路线修改为经由南亚北上。而部分学者在东亚找到了更多的 P*、K*以及 F*, 提出单倍群 P 更有可能是经由东亚北上的。本文认为: 单倍群 P 经由中亚北上的假说只是早期研究提出的“南北两线”的一部分推论。当时提出这一观点所基于的证据现在都已得到修正, 而且这一假说没有强有力的数据, 且其解释没有足够的说服力。单倍群 P 经由东亚北上这一路线可以和 mtDNA 的研究结果相吻合。虽然在东亚发现的 P、K、F 的原始类型, 但仅仅 F2 得到了一些研究。要确定单倍群 P 北上的路线, 需要更深入的研究。

关键词: 单倍群 P; 迁徙路线; 中亚; 东亚

Via Central Asia or East Asia: the Migration Route of Y-SNP Haplogroup P

LAN Hai

Linguistic Forum of China, Suzhou 215000 China

ABSTRACT: On the migration route of Y-SNP haplogroup P to North Asia, no last word has been placed. Here we reviewed the controversy about the way that haplogroup P took during its migration northward. A traditional and widely accepted opinion is that haplogroup P migrated northward via Central Asia. In the early studies, researchers propounded the “northern and southern routes” hypothesis, considering that haplogroup K diversified in Near East. Some parts of K migrated northward to Central Asia via Iran giving birth to haplogroup P. Later, the connecting region was reconsidered from Iran to India. However, some of the researchers found plenty of ancestral types of P, K, and F in East Asia and propounded that haplogroup P might had been migrated northward via East Asia. Here we pointed out that the opinion haplogroup P migrated northward via Central Asia was only a deduction from the “northern and southern routes” hypothesis. The evidences this hypothesis based on have now been revised and there is no powerful data supporting this hypothesis up to now. Therefore, the explanations of this hypothesis are not convictive. The opinion that haplogroup P might have migrated northward via East Asia is consistent with the distribution of mtDNA diversity. Although considerable ancestral types of P, K, and F have been found in East Asia, studies on these haplogroups are not intensive enough yet. More data are in need to confirm the conclusion.

Key words: Haplogroup P; Migration route; Central Asia; East Asia

人类 Y 染色体单倍群 K 系是所有单倍群中分布最广的单倍群之一。它的下游单倍群 NO 分布于东亚、北亚以及东欧; 单倍群 P 主要分布在北亚, 并且在东亚广泛低频存在; P 下游的单倍群 Q 分布于北亚和美洲; 另一个单倍群 R 在印度、中亚以及欧洲是主要的

单倍群。关于 K 系到达中亚(主要是 P)的路线, 学界还有争议, 一说认为经由伊朗北上来到中亚, 一说是经由东亚北上来到中亚。根据 YCC, 最新的 K 系的系统结构图如图 1。

对于东亚以外的欧亚大陆其它地区及美洲群体的起源及迁移的遗传学研究, 其中两

收稿日期: 2007年6月21日 修回日期: 2007年6月23日 联系人: 兰海 ranhaer@gmail.com

个重要地区是中亚及西伯利亚。韦尔斯 (Spencer R. WELLS) [1]在对欧亚大陆的研究表明, 中亚是欧亚大陆群体中遗传多样性最高的地区。这个地区是两次主要迁移浪潮的起源地, 一次是向西进入欧洲的迁移, 一次是向东进入美洲的迁移。在研究过的所有欧亚群体中, 中亚群体是欧亚大陆上最古老的群体, 它具有最高的遗传多样性, 尤其是乌兹别克群体, 具有非常均一的各种单倍型频率。

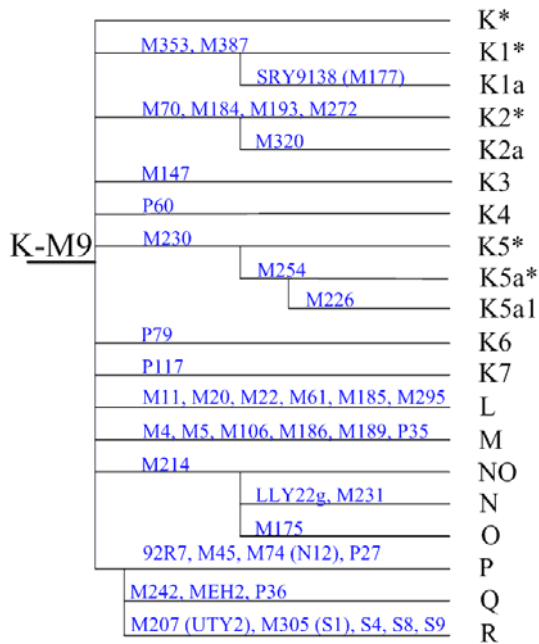


图 1 最新的单倍群 K 的系统结构图

Fig.1 The updated system of Y chromosome haplogroup K

单倍群 P 经由伊朗北上假说

在较早的研究中[2], 普遍认为在现代人类早期迁徙过程中, 单倍群 C, D 经过“南线”沿印度洋海岸扩散, 而单倍群 F 是经由黎凡特(Levant, 地中海东岸地区)走出非洲的, 到达中东后产生 K, 分成两部分, 一部分往印度迁徙, 在印度诞生了 L, 在新几内亚诞生了 M, 另一部分经由伊朗往中亚迁徙, 在中亚诞生了 P、N、O。随着研究的深入, 黎凡特路线被忽略[3], 而 NO 北上的地方被修改到了东南亚。但仍然认为单倍群 K 系经由印度北上在中亚诞生了 P, 如图 2。图示, K-M9 诞生于南亚, 一部分迁往中亚, 在那里诞生了 P, 然后 P 分化出 R 和 Q。另一部分往东

一直迁徙到几内亚, 在东南亚的 K 诞生了 NO。有部分 K 也由东南亚往北迁徙。

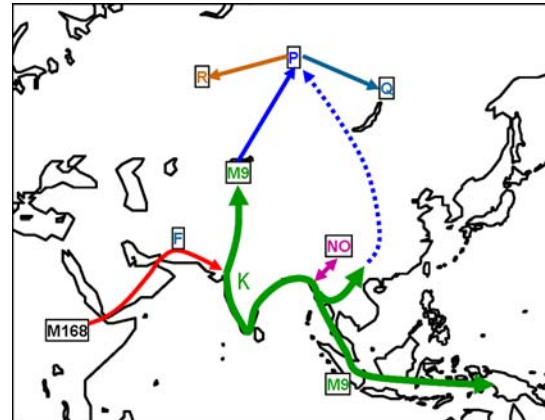


图 2 早期 K 系的迁徙以及 P 系的分化 (改自参考文献[3])

Fig.2 Early migration of haplogroup K and diversification of haplogroup P (modified from [3]) Haplogroup K arose in South Asia and some populations with K migrated northward to Central Asia via Iran giving birth to haplogroup P which is ancestor of haplogroup R and Q. Other populations with haplogroup K migrated eastward and finally arrived at New Guinea. Some of these eastward populations spread northward from Southeast Asia. NO-M214 maybe also arose in Southeast Asia.

关于这个假说有较详细的描述, 引用《走出非洲》一书中的段落[4]:

.....大量的移民进入印度, 当然, 另一部分沿着兴都库什山向北走去, 走向中亚的心脏。与兴都库什山相比, 天山是更大的阻碍 (怀疑指的是葱岭/帕米尔高原), 它阻挡旧石器时代的猎手们进入中国的西北。大约就在这个时期, 欧亚谱系中出现了一个新的变异, 它被称为 M45, 它将帮助我们追踪以后非常重要的两次移民使用绝对时间检测法, 我们推算出 M45 变异的大约在 3 万 5 千前出现在中亚。今天, M45 只能在中亚找到, 当然, 也包括那些祖先生活在中亚的人们, 因此, 它形成了中亚部落。中亚部落的后代只是零星地出现在中东和东亚, 在印度某些地区出现地频率也较高, 这很可能是因为这个部落的一些人后来迁徙到了印度。中亚部落 Y-染色谱系最深的分叉, 即这个部落的祖先在中亚被找到。沿着这一线索, 我们可以准确地找到中亚的“亚当”。我们曾经用同样

的方法，在闪族、布希曼人的影子里分辨非洲“亚当”的身影。M45 谱系的最深分叉在今天的中亚，因此 M45 只能最早的出现于中亚。

中亚部落最早的后代没有大范围的扩散开，这意味着这个部落的生活地区相对隔绝于其他生活的地区。由于兴都库什山的阻碍，向印度迁徙是困难的。但我们不清楚，为什么这些人与生活在中东的人没有关系。既然欧亚部落能从中东进入中亚，那么中亚部落为什么不能沿着同样的路线去中东呢？原因很可能在于另一根“护栏”。当中亚部落的祖先第一次进入这块大陆的“心脏地带”时，他们可能并没有遇到很大的障碍。但几千年后，障碍出现了。

今天，伊朗中部的达什坎维和达什坎鲁沙漠，仿佛是一片烧焦了的荒原，极少人口生活在这块贫瘠的土地上。他们以农业为主，他们有一种有几千年的独特的灌溉方法。叫甘那特(坎儿井)，即把数里长的灌溉管道完成埋在地下。炎热的白天，在亚兹德等城市里。人们会等待地下室里，那里安装着用以降温的通风管道，它发出的鬼怪般的噪音在几里以内都能听到。如果没有与这种恶劣的环境相适应的生活方式，要在这样的地方生存下去是不可想象的。至少今天看来，在这里是无法以狩猎和采集为生的。同样中亚的卡拉库和肯兹沙漠也是荒凉之地，除了极少数游牧的人，没有任何人生活在那里。

但是，有两条延绵的草原带穿过伊朗中部的沙漠：一条在沙漠以北靠近里海，另一条向南靠近阿拉伯湾。大约 4 万年前。当时的气候就像患了中度的精神分裂症，很有可能当空气的水分含量与今天相似甚至高于今天时伊朗的沙漠和草原在一段时间内融合在一起了，而且由于风向的改变，来自阿拉伯海的风也促进了两者的融合。在那个相对比较湿润的时期，人类会更容易穿过伊朗高原而进入中亚。今天我们能够知道这一切，是因为这些迁徙者把旅程中基因足迹留给了他们的后代。沿着这些足迹我们从黎凡特来到了中亚。

大约距今 4—2 万年前，冰川时期的温度降到了极限，降低的幅度极大，地面难以蒸发湿气，冰川不断扩展。它引起的后果，一

个新的“护栏”出现在我们的旅程中，欧亚大陆上的人群被分成了北方人、南方人和西方人，他们全部面临冰川时代最寒冷阶段的严峻考验。生活在印度和黎凡特的人群可以依靠海的资源。大海可以缓解下降的气温和干燥的空气，但是对那些陷在兴都库什山北部的人群来说，他们没有更好的选择，摆在他们面前的出路只有两条：要么适应欧亚草原越来越严酷的生活，要么死亡。

这些早期的中亚人有些可能转移到了相对温暖的靠近南部的地区，有些向后退，在兴都库什山山脚住下了。融化的冰川自山顶流下，成为他们的水源，山上生活的动物也足以保证他们的生存。但大部分人跟随迁徙的动物群继续向北，这就像是风暴来了，他们不是选择逃避，而迎着它前进。那是大约在 4 万年前，他们很有可能是最早达到西伯利亚的人群。带着旧石器时代后期的工具，他们来到了阿尔泰山。这里的环境，和他们祖先生活的非洲有天壤之别，冬天的温度会在 -40°C 以下。为了活下去，他们的生活则有两个内容：狩猎和取暖。但是这里值得他们坚持下去，因为这里有丰富的动物资源。

对于这个假说，近几年来，学者不断提出更多的证据。Karafet 等[5]在中国北部人群中发现了显著的来自中亚的成分。Deng 等[6]的研究也有同样的结果。Xue 等[7]发现中国南北方人群的扩张时间显著不同，又一次提醒了中国人群中南北差异的存在。

对该假说的反对意见

对于这个假说，近几年来，学者也提出了一些反对意见。以下研究对 P 北上的路线有提示作用：关于中国的几项研究表明，O 系是从东南亚经由东亚向北扩散的[8,9]。在最近的一项研究，发现 N 系扩散到北亚也是经过东亚的[10]。

在复旦大学的一项研究[11]中发现，“在东亚的 F*-M89 中，只有 22% 属于西部欧亚特意的谱系 G、H、I、J，其余的 78% 不能归入目前已知的类型。这些 Y 染色体可能与西部欧亚的类型发生了分化。其中，辽宁汉族和青海汉族的 F* 最高，分别达到 27% 和

25.4% (样本数 63)。

.....26%的 P*-M45 不属于已知的分枝,起具体的属性还有待进一步研究。

.....K*-M9 包含单倍群 L、M、N 及 O-M175 下面除了 M122、M119、M95 以外的谱系,在整个东亚地区包含了 14%的样本。.....这些样本可能是 K*-M9 的原始类型或者属于某些尚未检测到的谱系,起其归属和起源还有待进一步研究。”

基于同样的数据, Li [12]推测, 由于在中国南方发现低频的 P 的原始类型, P 更有可能是经由中国大陆北上的。

关于 F 的未知类型很快得到证实。研究者在中国的拉祜族发现特有的 F2[13]。

关于东亚的 K*-M9, Xue 等的研究[7]提示, 之前 N、O2b 的比例被低估。但我们观察该篇论文的数据发现, K*完全属于中国北方的少数民族。将所有出现了 K*的民族的本数和在一起, K*的比例为 $19/417=4.56\%$, 这个比例也是不小的。

这些结果提示我们, 在早期 NO 的扩散之前, 已经有一些人群活动在他们的北方。另外, 中亚基因的多样性现在也有了更多的解释。研究发现, 中亚的 Y 染色体基因的多样性是一系列外部分化源的基因重叠的结果[14], Zerjal 等的研究[15]把它具体到历史上的一些事件。对于中亚丝绸之路上的 mtDNA 的研究发现绝大多数个体的线粒体 DNA 世系都可明确地归属到东亚人群和欧洲人群基因库中, 更偏向于支持融合假说[16]。

对反对意见的一些讨论

随着研究的不断深入, 一些早期的理论慢慢得到修正。但仍然有很多地方没有涉及到, 比如说东南亚是早期东亚和大洋洲人群的分化中心, 但至今没有得到足够深入的研究。

经由中亚前往伊朗的路线其实是“南北两线”的一部分, 早期的研究认为最初人类往东方的迁徙的有南北两条路线, 北线是东非——黎凡特——美索不达米亚——中亚——欧洲以及美洲。南线是东非——阿曼——印度——东南亚——澳大利亚。

由于中亚作为 P、Q、R 等单倍群分化的重要地区已经是被证实了的, 且没有更多的不吻合数据, 因此“中东——中亚”路线仍被保留下来。《国家地理》(National geographic)接受这一假说, 然后被公众所熟知。

《走出非洲》一书中, 作者接受并试图解释“中东——中亚”路线假说是基于当时的研究现状: 1、早期迁徙的南北两线; 2、黎凡特的考古发现; 3、NO 起源在中亚, 4、P 仅在中亚发现。

有赖于学者大量艰辛的研究得到的结果, 我们现在能够重新讨论一下这些观点。

1、近来关于 mtDNA 的研究表明, mtDNA 分布支持一次快速的迁徙[17,18], 并不支持南北两线说。

印度的 mtDNA 研究发现早期的一次迁徙就已经为印度带来了 M 和 N(后者诞生了 R) [19]。2004 年关于西亚的 mtDNA 的一项研究表明, 南亚西部(伊朗, 巴基斯坦)可以作为东部和西部 mtDNA 类型的走廊[20]。进一步的研究显示, 印度存在 N 的非常深(年代约为 5~6 万年)的分支[21]。更深入的研究显示, 早期的迁徙已经奠定了 mtDNA 的分布格局[22], 东部和西部欧亚人的 mtDNA 的分界线在印度河谷, 甚至在后期的扩散中, mtDNA 的交流也是非常有限的, 因此早期人类迁徙的“北部路线”看来已经是没有必要的。

关于大洋洲的精细的研究也支持这一点[23]。其结果表明, 早期的迁徙带来了大洋洲的 mtDNA 类型包含 M 和 N, Y 染色体包含单倍群 C 和 F。它们从 5 万年前开始, 就几乎与外界完全隔离开来。

我们发现, 除了美拉尼西亚以外, 澳大利亚唯一与外界存在有联系的 mtDNA 类型是 M42。M42 的年代为 $40,600 \pm 9,000$ 年。M42 与东亚特异的 mtDNA 单倍群 M10 共享 8793 位点的突变[23], M10 在辽宁达到最高[24], 为 5.9%。同时根据东亚 mtDNA 的全序列[25], 8793 距根部 M*还有 5 个突变, 考虑到两者遥远的地理距离, 这种程度的亲缘关系是值得深究的。与汉族 mtDNA 的比较显示[24], 中妻(Nakazuma)遗址 4,500 前的绳文人的 mtDNA 在华北的 mtDNA 找到了最接近

的匹配，特别是辽宁。同时辽宁也有大量的 F* 和 C3 [11]。考虑到澳大利亚有 F* 和 C4，因此我们可以谨慎地推测，辽宁的 F*、C3 以及 M10 可能就是图 2 所示的由东南亚向北的早期移民的遗存，而早期迁徙的人群在东南亚分道扬镳的年代则可以通过这些单倍群的分化年代来估计。

2、更多的关于 mtDNA 研究表明，人类在早期前往东方的迁徙中，没有经过黎凡特，黎凡特仅是在后来的迁徙中起到了重要作用 [26,27]。研究表明，北部与东部非洲的被称为 M1 和 U6 的两个谱系与主要在亚洲出现的其他谱系关系很近 [28]，这些群体一定是来自南亚西部、然后在 4 万到 5 万年前经过黎凡特回到北部和东部非洲的。

3、一系列的研究表明，NO 起源于东亚（包括东南亚）然后向北迁徙 [8-10]。

4、P 在东亚也有发现，而且是属于未知的原始类型 [11]。

因此我们可以认为提出这个假说的前提已经不存在了。

《走出非洲》一书也意识到解释这个假说的困难之处：“中亚部落最早的后代没有大范围的扩散开……既然欧亚部落能从中东进

入中亚，那么中亚部落为什么不能沿着同样的路线去中东呢？伊朗中部的达什特坎维和达什特鲁沙漠，仿佛是一片烧焦了的荒原，在这里是无法以狩猎和采集为生的。”为此，作者提出了“另外一个护栏”的假说，并设想“在某个相对比较湿润的时期，人类会比较容易穿过伊朗高原而进入中亚。几千年后，障碍出现了（沙漠重新变得干燥）”。这个解释的说服力不是很强。

如果我们在东亚能够找到更确切的证据，那么经由东亚的假说现在看来无疑更有说服力。K 系经由东亚北上的假说的关键在于，在东亚能否找到不同于世界其他地方的 F*、K*、P*，就像在大洋洲发现的那样 [23]。现在中国拉祜族特异的 F* 已经被报道，K*、P* 已经发现，但没有得到深入研究。

仍然存在的一些模糊的地方

关于现代人的早期迁徙，目前 mtDNA 研究的结果倾向支持早期的一次沿海岸线的快速迁徙 (图 3, [22])，但是欧亚大陆的 Y 染色体的早期迁徙还未能完好地与之对应 (如图 2)。

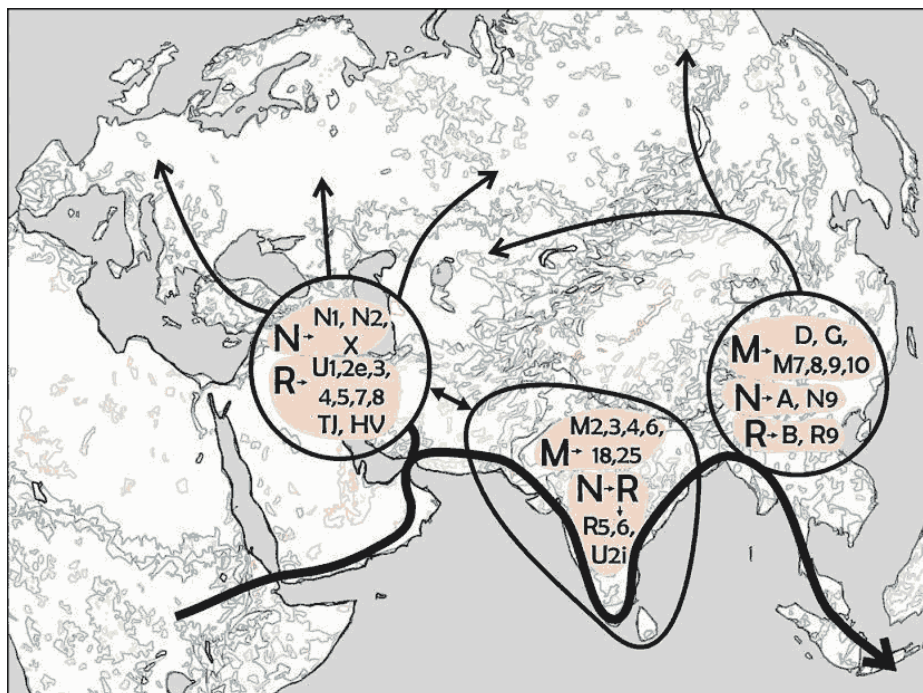


图 3 mtDNA 的早期迁徙路线以及下游单倍群诞生后向内陆的扩张 (摘自 [22])

Fig3 Early migration routes of mtDNA and the origin and spreading of the downstream haplogroups

我们发现, 如果单倍群 P 经由伊朗北上假说不能成立的话, 那么 Y 染色体的早期迁徙路线就和 mtDNA 的早期迁徙路线非常一致 (如图 4)。但是, 由于 Y 染色体强大的覆盖能力 (Sex-Biased Admixture), 后期的扩张对 Y 染色体, mtDNA 分布的影响仍然难以分辨。而且由于精英支配模式的作用 (Colin Renfrew), 后期的扩张对各类语言分布的影响仍显得错综复杂。

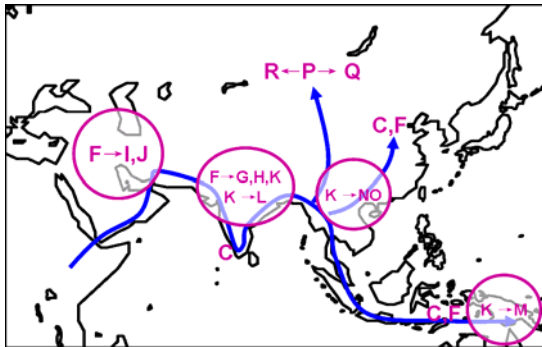


图 4 早期 Y 染色体单倍群的迁徙以及后期的分化示意图

Fig.4 Migration and diversification of Y chromosome haplogroups

由于早期用大量经典遗传标记研究中国人群的结构时, 观察到了不容忽视的极为显著的南北差异[29], 因此当时解释为南北的独立起源[30]。后来关于 Y 染色体 NO 系的研究明确了其南方的起源, “根据分子钟估计, 南北分化的时间在两万年以内, 第四纪末次冰川开始缓解到消失的 1.8-1 万年可能是形成南北差异的关键。” [11] 另外, Xue 等的研究[7]提示, 南北人群的分化时间中间值约为两万年, 并且在末次冰盛期 (LGM) 北方草原 (猛犸大草原) 丰富的食物环境使得当时居住在北方 (包括中亚) 的人群能够得到扩张, 而南方的人群需要等到末次冰盛期以后, 水稻以及块茎植物得到培养, 然后才能迅速扩张。如果 P 经由东亚北上的路径是正确的, 那么这个差异就可以得到更完满的解释: 正是末次冰盛期恶劣环境的影响, 使得同是来自东南亚的东亚和北亚/中亚的人群朝着不同的方向发展, 产生了体质上的显著差异。同样这句话也可以应用于更广的范围: 正是末次冰盛期恶劣环境的影响, 使得世界范围

内来源不同的人群演化出了类似的体质。比如, 日本的阿伊努人的 Y-SNP 主要为 D 型 [31], 与西部欧亚大陆冰盛期的诸多 “避难绿岛” (refuge) 中, 如伊比利亚的 R1b[32], 巴尔干的 I1b[33] 以及安纳托利亚的 J2a[34] 来源不同, 却有着类似高加索人的体质。

目前看来, 单倍群 P 经由伊朗北上假说虽然数据不够充分, 但经由东亚北上的假说仍没有得到确切且详细的论证。迁徙过程中的细节又是如何的, 我们需要更多的研究才能得到更明确的结论。

参考文献

1. Wells RS, Yuldashova N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson NM, Zerjal T, Webster MT, Zholoshvili I, Jamarjashvili E, Gambarov S, Nikbin B, Dostiev A, Aknazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Mirrakhimov M, Chariev A, Bodmer WF (2001) The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:10244-9.
2. Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Shen P, Mirazón Lahr M, Foley RA, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL (2001) The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann Hum Genet* 65(Pt 1):43-62.
3. Underhill PA (2003) Inferring human history: Clues from Y-chromosome haplotypes. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 68: 487-493.
4. Wells RS (2003) *The Journey of Man: A Genetic Odyssey*. Princeton NJ: Princeton University Press.
5. Karafet T, Xu L, Du R, Wang W, Feng S, Wells RS, Redd AJ, Zegura SL, Hammer MF (2001) Paternal population history of East Asia: sources, patterns, and microevolutionary processes. *Am J Hum Genet* 69:615-628.
6. Deng W, Shi BC, He XL, Zhang ZH, Xu J, Ling LJ, Dai CP, Qiang BQ, Shen Y, Chen RS (2004) Evolution and migration history of the Chinese population inferred from Chinese Y-chromosome evidence. *J Hum Genet* 49:339-348.
7. Xue Y, Zerjal T, Bao W, Zhu S, Shu Q, Xu J, Du R, Fu S, Li P, Hurles ME, Yang H, Tyler-Smith C (2006) Male Demography in East Asia: A North-South contrast in human population expansion times. *Genetics* 172:2431-2439.
8. Su B, Xiao J, Underhill P, Deka R, Zhang W, Akey J, Huang W, Shen D, Lu D, Luo J, Chu J, Tan J, Shen P, Davis R, Cavalli-Sforza L, Chakraborty R, Xiong M, Du R, Oefner P, Chen Z, Jin L (1999) Y-chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the Last Ice Age. *Am J Hum Genet* 65: 1718-1724.
9. Shi H, Dong YL, Wen B, Xiao CJ, Underhill PA, Shen PD, Chakraborty R, Jin L, Su B (2005) Y chromosome evidence of southern origin of the East Asian specific haplogroup O3-M122. *Am J Hum Genet* 77: 408-419.
10. Rootsi S, Zhivotovskiy LA, Baldovic M, Kayser M, Kutuev IA, Khusainova R, Bermisheva MA, Gubina M, Fedorova SA, Ilumae AM, Khusnutdinova EK, Voevoda MI, Osipova LP, Stoneking M, Lin AA, Ferak V, Parik J, Kivisild T, Underhill PA, Villems R (2007) A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur J Hum Genet* 15:204-211.
11. Wen B (2004) Y chromosome, mtDNA variation and the genetic structure of East Asians. PhD Thesis of Genetics, Fudan University.

12. Li H (2004) Yellow Washed Brown Down: A Tale of Modern Human in Far East. *Journal of National Dr. Sun Yat-sen Memorial Hall* 14:164-180.
13. Sengupta S, Zhivotovsky LA, King R, Mehdi SQ, Edmonds CA, Chow CE, Lin AA, Mitra M, Sil SK, Ramesh A, Usha Rani MV, Thakur CM, Cavalli-Sforza LL, Majumder PP, Underhill PA (2006) Polarity and Temporality of High Resolution Y-chromosome Distributions in India Identify Both Indigenous and Exogenous Expansions and Reveal Minor Genetic Influence of Central Asian Pastoralists. *Am J Hum Genet* 78:202-221.
14. Tambets K, Tolk H-V, Kivisild T, Metspalu E, Parik J, Reidla M, Voevoda M, Damba L, Bermisheva M, Khusnutdinova E, Golubenko M, Stepanov V, Puzyrev V, Usanga E, Rudan P, Beckmann L, Villems R (2003) Complex signals for population expansions in Europe and beyond. In: Bellwood P, Renfrew C (eds) *Examining the farming/language dispersal hypothesis*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge, UK, pp 449-457.
15. Zerjal T, Wells RS, Yuldasheva N, Ruzibakiev R, Tyler-Smith C (2002) A genetic landscape reshaped by recent events: Y-chromosomal insights into central Asia. *Am J Hum Genet* 71:466-482.
16. Yao YG, Liu XM, Luo HR, Li WH, Zhang YP (2000) Gene admixture in the Silk Road region of China: Evidence from mtDNA and melanocortin I receptor polymorphism. *Genes Genet Syst* 75:173-178.
17. Forster P, Matsumura S (2005) Enhanced: Did Early Humans Go North or South? *Science* 308:965.
18. Macaulay V, Hill C, Achilli A, Rengo C, Clarke D, Meehan W, Blackburn J, Semino O, Scozzari R, Cruciani F, Taha A, Shaari NK, Raja JM, Ismail P, Zainuddin Z, Goodwin W, Bulbeck D, Bandelt HJ, Oppenheimer S, Torroni A, Richards M (2005) Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science* 308:1034-1036.
19. Kivisild T, Rootsi S, Metspalu M, Mastana S, Kaldma K, Parik J, Metspalu E, Adojaan M, Tolk HV, Stepanov V, Gölge M, Usanga E, Papiha SS, Cinniöglu C, King R, Cavalli-Sforza L, Underhill PA, Villems R (2003) The Genetic Heritage of the Earliest Settlers Persists Both in Indian Tribal and Caste Populations. *Am J Hum Genet* 72:313-332.
20. Quintana-Murci L, Chaix R, Wells RS, Behar DM, Sayar H, Scozzari R, Rengo C, Al-Zahery N, Semino O, Santachiara-Benerecetti AS, Coppa A, Ayub Q, Mohyuddin A, Tyler-Smith C, Qasim Mehdi S, Torroni A, McElreavey K (2004) Where west meets east: the complex mtDNA landscape of the southwest and central Asian corridor. *Am J Hum Genet* 74:827-845.
21. Palanichamy M G, Sun C, Agrawal S, Bandelt H J, Kong Q-P, Khan F, Wang C-Y, Chaudhuri T K, Palla V, Zhang Y-P (2004) Phylogeny of Mitochondrial DNA Macrohaplogroup N in India, Based on Complete Sequencing: Implications for the Peopling of South Asia. *Am J Hum Genet* 75: 966-978.
22. Metspalu M, Kivisild T, Metspalu E, Parik J, Hudjashov G, Kaldma K, Serk P, Karmin M, Behar DM, Gilbert MT, Endicott P, Mastana S, Papiha SS, Skorecki K, Torroni A, Villems R (2004) Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans. *BMC Genetics* 5:26.
23. Hudjashov G, Kivisild T, Underhill PA, Endicott P, Sanchez JJ, Lin AA, Shen P, Oefner P, Renfrew C, Villems R, Forster P (2007) Revealing the prehistoric settlement of Australia by Y chromosome and mtDNA analysis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:21,8726-8730.
24. Yao YG, Kong QP, Bandelt HJ, Kivisild T, Zhang Y P (2002) Phylogeographic Differentiation of Mitochondrial DNA in Han Chinese. *Am J Hum Genet* 70: 635-651.
25. Kong QP, Yao YG, Sun C, Bandelt HJ, Zhu CL, Zhang YP (2003) Phylogeny of East Asian Mitochondrial DNA Lineages Inferred from Complete Sequences. *Am J Hum Genet* 73: 671-676.
26. Nebel A, Landau-Tasseron E, Filon D, Oppenheim A, Faerman M (2002) Genetic evidence for the expansion of Arabian tribes into the southern Levant and North Africa. *Am J Hum Genet* 70:1594-1596.
27. Luis JR, Rowold DJ, Regueiro M, Caeiro B, Cinnioglu C, Roseman C, Underhill PA, Cavalli-Sforza LL, Herrera RJ (2004) The Levant versus the horn of Africa: evidence for bi-directional corridors of human migrations. *Am J Hum Genet* 74: 532-544.
28. Olivieri A, Achilli A, Pala M, Battaglia V, Fornarino S, Al-Zahery N, Scozzari R, Cruciani F, Behar DM, Dugoujon JM, Coudray C, Santachiara-Benerecetti AS, Semino O, Bandelt HJ, Torroni A (2006) The mtDNA Legacy of the Levantine Early Upper Palaeolithic in Africa. *Science* 314:1767-1770.
29. Xiao CJ, Cavalli-Sforza LL, Minch E, Du RF (2000) Geographic Distribution Maps of Human Genes in China. *Acta Genetica Sinica* 27:1-6.
30. Xiao CJ, Du RF, Cavalli-Sforza LL, Minch E. (2000) Principal component analysis of gene frequencies of Chinese populations. *Sci China C Life Sci* 30: 434-442.
31. Hammer MF, Karafet TM, Park H, Omoto K, Harihara S, Stoneking M, Horai S (2005) Dual origins of the Japanese: common ground for hunter-gatherer and farmer Y chromosomes. *J Hum Genet* 51:47-58.
32. Semino O, Passarino G, Oefner PJ, Lin AA, Arbuzova S, Beckman LE, De Benedictis G, Francalacci P, Kouvatsi A, Limborska S, Marcikiae M, Mika A, Mika B, Primorac D, Santachiara-Benerecetti AS, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA (2000) The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in extant Europeans: a Y-chromosome perspective. *Science* 290:1155-1159.
33. Rootsi S, Magri C, Kivisild T, Benuzzi G, Help H, Bermisheva M, Kutuev I, Barac L, Pericic M, Balanovsky O, Pshenichnov A, Dion D, Grobei M, Zhivotovsky LA, Battaglia V, Achilli A, Al-Zahery N, Parik J, King R, Cinniöglu C, Khusnutdinova E, Rudan P, Balanovska E, Scheffrahn W, Simonescu M, Brehm A, Goncalves R, Rosa A, Moisan JP, Chaventre A, Ferak V, Füredi S, Oefner PJ, Shen P, Beckman L, Mikerezi I, Terzić R, Primorac D, Cambon-Thomsen A, Krumina A, Torroni A, Underhill PA, Santachiara-Benerecetti AS, Villems R, Semino O (2004) Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe. *Am J Hum Genet* 75:128-37.
34. Sengupta S, Zhivotovsky LA, King R, Mehdi SQ, Edmonds CA, Chow CE, Lin AA, Mitra M, Sil SK, Ramesh A, Usha Rani MV, Thakur CM, Cavalli-Sforza LL, Majumder PP, Underhill PA (2006) Polarity and temporality of high-resolution y-chromosome distributions in India identify both indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of central Asian pastoralists. *Am J Hum Genet* 78:202-21.